

大草蛉成虫复眼的外部形态及其显微结构

张海强, 朱楠, 范凡, 魏国树*

(河北农业大学植保学院, 河北保定 071001; 河北省农作物病虫害生防工程中心, 河北保定 071001)

摘要: 用扫描电镜和光学显微镜观察了大草蛉 *Chrysopa pallens* Ramb. 成虫复眼的外部形态及明、暗适应和性别对其显微结构的影响。结果发现 (1) 其复眼呈半球形, 位于头部两侧, 略成“八”字形排列, 单个复眼约由 3 600 个小眼组成, 最前和最后小眼之间的夹角约为 180° , 最上和最下小眼之间的夹角约 200° ; (2) 小眼主要由角膜、晶锥和 6~8 个小网膜细胞、基膜组成, 外围环绕有 2 个初级虹膜色素细胞和 6 个次级虹膜色素细胞, 基膜处有色素颗粒分布; (3) 暗适应时, 晶锥开裂程度较大, 远端 5~7 个网膜细胞核向远端移动, 与晶锥近端相接或接近, 次级虹膜色素颗粒亦向远端移动包围晶锥, 明适应时, 晶锥开裂程度小或闭合, 远端网膜细胞核向近端移动, 透明带显现, 大部分次级虹膜色素颗粒亦向近端移动分布在小网膜细胞柱周围, 包被透明带; (4) 在相同的明、暗适应下, 雌、雄成虫复眼的显微结构无明显差异。结果表明大草蛉复眼为透明带明显的重叠象眼, 其小眼不但具有次级虹膜色素颗粒纵向移动的常规调光机制, 还存在晶锥开闭、远端网膜细胞核移动和基膜色素颗粒纵向扩散的调光新机制。

关键词: 大草蛉; 复眼; 小眼; 外部形态; 显微结构

中图分类号: Q964 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2007)05-0454-07

External morphology and microstructure of the compound eye of *Chrysopa pallens* Ramb. (Neuroptera: Chrysopidae)

ZHANG Hai-Qiang, ZHU Nan, FAN Fan, WEI Guo-Shu* (Agricultural University of Hebei, Baoding, Hebei 071001, China; Biological Control Center of Plant Pests of Hebei Province, Baoding, Hebei 071001, China)

Abstract: The external morphology of the compound eye of *Chrysopa pallens* Ramb. and its microstructure under light and dark adaptation were observed by using scanning electron microscope and optics microscope. The results indicated that the compound eye with a shape of half sphere, located on the lateral upsides of its head, was composed of 3 600 ommatidia in both sexes. The angle between the foremost and the hindmost ommatidia along the axis was 180° , and the angle between the uppermost and the lowermost one was about 200° . Each ommatidium contained corneal lens, crystalline cone, 6 to 8 retinula cells and basement membrane where the pigment granules could be observed, which were encompassed by two primary iris pigment cells and six secondary iris pigment cells in periphery. In dark adaptation, the crystalline cone opened obviously, the distal retinula cell nucleus moved close to the crystalline cone, and the pigment granules of secondary iris pigment cells surrounded the crystalline cone. In light adaptation, the crystalline cone closed or opened slightly, both the distal retinula cell nucleus and most of pigment granules of secondary iris pigment cells moved to the proximal end and surrounded retinula cell column. No differences in the microstructure of compound eye were observed between male and female under the same light- or dark-adaptation, respectively. It was so concluded that the organization of the compound eye of *C. pallens* belonged to the type of superposition eye with a clear zone, which was characterized by the crystalline cone closing or opening, the longitudinal movement of distal retinula cell nucleus and pigment granules on basement membrane as well as the longitudinal movement of secondary iris pigment granules.

Key words: *Chrysopa pallens*; compound eye; ommatidia; external morphology; microstructure

基金项目: 河北省教委博士基金, 河北省自然科学基金项目(C2004000341)

作者简介: 张海强, 男, 1979年1月生, 硕士生, 从事昆虫视觉及IPM研究, E-mail: zhang.haiqiang@yahoo.com.cn

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: weiguoshu03@yahoo.com.cn

收稿日期 Received: 2006-09-15; 接受日期 Accepted: 2007-04-12

大草蛉 *Chrysopa pallens* Rambler 属脉翅目 (Neuroptera) 草蛉科 (Chrysopidae), 国内外分布广泛, 是我国农、林等多种生态系统中蚜虫、棉铃虫 *Helicoverpa armigera*、蓟马、叶螨等重要害虫的天敌优势种群之一(戈峰和丁岩钦, 1996; 徐洪富等, 2000)。近年来, 国内外学者对棉铃虫、粘虫 *Leucania separata* Walker、玉米螟 *Ostrinia nubilalis* 等重要害虫的复眼进行了一系列研究(Horridge *et al.*, 1972; George and Harold, 1976; 上海生理研究所图像识别研究组, 1976; 郭炳群, 1988; 吴卫国和 Horridge, 1988; 郭炳群和李世文, 1997; Qiu *et al.*, 2002), 从形态学、生理学和光学对复眼的外部形态、内部显微结构、光敏感性以及成像原理进行了描述, 并讨论了复眼功能与昆虫趋光行为之间的联系, 为了解视觉在其取食、寻找配偶和栖息场所等重要生命活动中的作用和害虫综合治理提供了重要依据。迄今该方面的研究均很少涉及作物-害虫-天敌三级营养层中的天敌, 尤其对草蛉的相关研究甚少, 仅有对普通草蛉 *Chrysoperla carnea* 复眼颜色视觉和光强敏感的昼夜节律, 基准草蛉 *Mallada basalis* 复眼的显微结构和光谱敏感性的报道(Kral and Stelzl, 1998; Yang *et al.*, 1998a, 1998b), 但对于不同明暗条件下复眼显微结构的变化规律这一重要问题没有涉及。本实验采用扫描电镜和石蜡切片技术观察研究了大草蛉成虫复眼的外部形态、明、暗适应及性别对其复眼显微结构的影响, 以期了解复眼基本结构如何应对外界复杂多变的光环境。

1 材料与方法

1.1 材料

从河北农业大学试验农场采集大草蛉各虫态, 在室内饲养(温度控制在 $25^{\circ}\text{C} \sim 28^{\circ}\text{C}$, 相对湿度为 $70\% \sim 75\%$ 左右)至成虫, 待 10 日龄时选雌雄健壮个体备用。

1.2 方法

1.2.1 复眼外部形态观察 将大草蛉复眼连同头部切下, 放入 75% 酒精中, 后在实体显微镜下进行观察和测量。

1.2.2 复眼显微结构观察 设光适应和暗适应两个处理, 各处理雌雄个体间比例为 1:1, 光适应即对大草蛉成虫给以 3 h 光照(光强度约为 500 勒克斯)后, 同上将头部切入 Bouin's 固定液中固定, 暗适应即将其置于暗室适应 3 h 后, 切头固定。采用石蜡

切片法, 即在固定液中固定 24 h 后, 经洗涤、脱水、透明、浸蜡、石蜡包埋, 切 $6\text{ }\mu\text{m}$ 厚连续切片, H-E 染色, 最后用中性树胶封片。切片在 Leica 光学显微镜下观察、测量、拍照。

2 结果

2.1 复眼的外部形态

自头正前方观, 复眼为半球形, 竖立于头部两侧, 略成“八”字形排列, 即腹部两眼间的距离略大于背部。自背部测得其复眼前、后小眼间的夹角约为 180° (图版 I : 1), 自头正前部测得复眼上、下小眼夹角约为 200° (图版 I : 2)。每个复眼大约由 3 600 个小眼组成。

在扫描电镜下可见, 整个复眼表面光滑无外表凸起, 似蜂窝结构, 小眼面形状和大部分昆虫相同呈六边形(图版 I : 3)。

2.2 复眼的显微结构

2.2.1 小眼一般结构 根据不同层深的横切和纵切特征可以看出, 大草蛉的复眼属于具有小网膜细胞柱的透明带眼类型, 其小眼的一般结构自外向内由以下几个部分组成(图 1)。

(1) 屈光器

屈光器主要由角膜和晶锥组成。角膜位于小眼的最外层, 具有内缘凸出外缘扁平的凸透镜特征(图版 I : 4), 它由多层片状纤维结构组成, 最大厚度为 $15\text{ }\mu\text{m}$, 其横切面为规则的六边形, 对边距离为 $18\text{ }\mu\text{m}$, 对角距离为 $20\text{ }\mu\text{m}$ (图版 I : 5)。

角膜下面是 4 个晶锥细胞, 横切面看 4 个椭圆形晶锥细胞呈圆形排列, 每个圆形结构周围均有色素颗粒分布。4 个晶锥细胞下面为其分泌而成的圆锥状晶锥, 在连续横切中可见圆形的晶锥自上至下均纵裂为 4 等份(图版 I : 6)。晶锥长约 $50\text{ }\mu\text{m}$, 最宽处约 $14\text{ }\mu\text{m}$ 。此外, 2 个没有明显色素颗粒的初级虹膜色素细胞自晶锥远端至近端包裹晶锥, 两个色素细胞核位于晶锥远端的两侧(图版 I : 7, 8)。

(2) 小网膜细胞体

多数小眼由 7 个小网膜细胞构成, 少数由 6 个或 8 个小网膜细胞组成。在小眼的晶锥近端至视杆远端区域内细长的小网膜细胞体以小眼为单位聚集成一束, 称之为小网膜细胞柱。从小眼的纵切面可见, 每一小网膜细胞柱多有 7 个小网膜细胞核, 其中 6 个(少数为 5 个或 7 个)细胞核多聚集在近晶锥部位, 我们称之为远端细胞核, 另外 1 个细胞核则位于

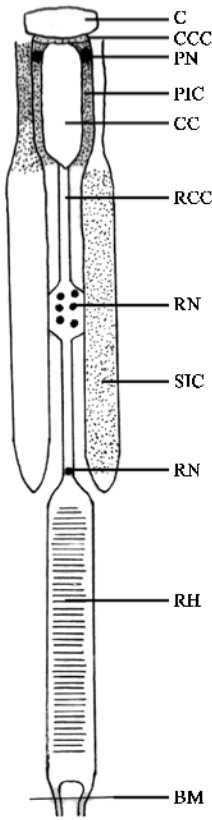


图 1 复眼纵切结构示意图

Fig. 1 Longitudinal view of compound eye of *Chrysopa pallens*

C:角膜 Cornea; CCC:晶锥细胞 Crystalline cone cell; CC:晶锥 Crystalline cone; PIC:初级虹膜色素细胞 Primary iris pigment cell; PN:初级虹膜色素细胞核 Primary iris pigment cells nuclear; SIC:次级虹膜色素细胞 Secondary iris pigment cell; RCC:小网膜细胞柱 Retinula cell column; RN:小网膜细胞核 Retinula cell nuclear; RH:视杆 Rhabdom; BM:基膜 Basement membrane.

透明带与视杆连接处,我们称之为近端细胞核,细胞核的直径均约为 $3\ \mu\text{m}$ (图版 I:9)。在不同水平面上,网膜细胞柱直径差异较大。在远端细胞核聚集处直径较大,染色较深,该段多由放射状排列的 7 个小网膜细胞组成,周围有 12 个次级虹膜色素细胞,其中有些色素细胞为相邻的 3 个网膜细胞柱共用 (图版 I:10);近端没有细胞核分布的区域网膜细胞柱直径较小,由 6 个次级虹膜色素细胞包围 (图版 I:11)。每个小网膜细胞柱彼此隔离,却也发现有的相邻小网膜细胞柱互相连结,这样的连结可以包含两个以上小眼,这和棉铃虫等大部分夜行昆虫相似 (郭炳群, 1988)。

(3) 视杆层

大草蛉成虫小眼的视杆是由小网膜细胞体近心部分特化成的微绒毛组合而成的融合视杆。H-E 染色时,视杆呈红色。从其纵切来看,视杆上段的染色

较其他部位深。横切上看,同一小眼视杆在不同水平的横切形状及面积不同。视杆上段的横切面呈不规则的多角形,每个小眼有 6 个小网膜细胞,由于该段周围没有微气管分布,小网膜细胞体积较大,而微绒毛只占其中一小部分,故视杆的横切面积并不大 (图版 II:1);在视杆的中段,也没有微气管分布,小网膜细胞体大部甚至全部为微绒毛充满,因此该段视杆的横切面积最大,6 个呈“V”字形的视小杆作风扇形排列 (图版 II:2);在视杆下段,虽然每个小网膜细胞体大部分也被微绒毛占据,但由于该段周围充满着微气管,小网膜细胞体比上段、中段小,以致该段视杆横切面也不大,6 个花瓣状视小杆作辐射状排列,视杆周围可见网纹状微气管 (图版 II:3)。

(4) 基膜与气管

小眼的最底部为基膜,其结构和许多昆虫大体相似为栅栏状。根据前人研究,可推测基膜除了将小眼与内部视叶隔开外,还有提供机械性的支持来固定小眼的功能。视小杆轴突束穿过基膜后,几个轴突束再聚成较大的轴突束,进入视神经节。同时有较粗的气管穿过基膜进入网膜区。基膜两侧有分布较密集,颜色较深的基膜色素颗粒,色素颗粒扩散在下段视杆之间。(图版 II:4)。

2.2.2 明暗适应对复眼显微结构的影响:

(1) 晶锥的开闭:从晶锥的横切可见,暗适应时,组成晶锥的 4 等份间有较大裂缝,即晶锥体明显开裂,而明适应时,多数晶锥稍有开裂或是完全闭合 (图版 I:6,7)。

(2) 小网膜细胞核的位移:比较明、暗适应的纵切片可以看出,在暗适应时,6 个远端细胞核移动到网膜细胞柱的顶端,和晶锥的近端相接或接近,此时,自远端网膜细胞核到近端网膜细胞核的平均距离约 $65\ \mu\text{m}$;在明适应时,6 个远端网膜细胞核向网膜细胞柱的近端移动,此时,自远端细胞核到近端细胞核的平均距离约为 $42\ \mu\text{m}$ 。不论是光适应还是暗适应,近端网膜细胞核均停留原地,不发生移动 (图版 II:5,6)。据此可以认定,该唯一不发生核位移的感光细胞即为产生染色较深视小杆的细胞称之为顶细胞,其视小杆即为顶细胞视小杆,其他视小杆则称为主细胞视小杆。

(3) 色素颗粒的移动:在暗适应条件下,次级虹膜色素颗粒向远端移动,均匀分布在晶锥之间,包被初级虹膜色素细胞;同时,基膜色素颗粒从基膜处向小眼间扩散约 $19\ \mu\text{m}$ 。在明适应条件下,大部分次级虹膜色素颗粒向近端移动,分布于小网膜细胞柱

之间,从远端网膜细胞核至晶锥近端 $1/3$ 处尤为密集,即包裹着透明带和晶锥的下半部分;此时,基膜色素颗粒会向更远端扩散,平均扩散距离约 $45\ \mu\text{m}$ (图版 II : 5, 6, 7, 8)。

无论是明适应还是暗适应,初级虹膜色素细胞的色素颗粒未见有明显移动(图版 II : 5, 6)。

2.2.3 性别对复眼显微结构的影响 : 在相同的明、暗适应条件下,大草蛉雌、雄成虫复眼的显微结构均未见有明显差异。

3 讨论

根据切片观察,大草蛉成虫复眼中各小眼由屈光器、小网膜细胞柱、视杆和基膜组成。外稍平内较凸的角膜和由 4 个晶锥细胞分泌而成的晶锥组成了屈光器。2 个主虹膜色素细胞自晶锥远端至近端包被晶锥。7 个小网膜细胞体聚集成细长纤维状小网膜细胞柱,其周围有 6 个次级虹膜色素细胞包围。顶细胞视小杆及 6 个主细胞视小杆组成视杆束,没有发现基细胞的存在。顶细胞视小杆覆盖于视杆的顶部,视杆中上段的横切面积最大。视小杆轴突束穿过基膜后进入视神经,同时有较粗的气管穿过基膜进入网膜区。

Yang 等报道基准草蛉小眼的网膜细胞柱由 8 个细胞组成,其周围有 12 个屏蔽色素细胞(Yang *et al.*, 1998)。我们发现,大草蛉小眼网膜细胞柱多由 7 个细胞组成,没观察到第 8 个小网膜细胞,且仅在小网膜细胞核聚集处的网膜细胞柱远端周围有 12 个色素细胞,其余部位明显可见 6 个,其差异是由于种间的不同还是其他原因值得进一步研究和探讨。

本研究还显示,大草蛉复眼的显微结构与夜行昆虫相似,其视杆与晶锥间存在较长一段透明带,随外界光暗条件变化小眼间有次级虹膜色素颗粒纵向移动,使之既能形成并列象,也能形成重叠象,其复眼应属于具有明显透明带的重叠象眼。在暗适应时,次级虹膜色素外移,密布在晶锥周围,这时,每个小眼都可以从邻近的屈光器接受一部分入射光线在视杆中段形成重叠象,从而扩大了集光器的有效孔径,充分利用了有限光量,既提高了夜视的灵敏度,又改善了它的分辨力;在明适应条件下,次级虹膜色素内移,把每个小眼分割成光学上各自独立的单位,纤维状小网膜细胞柱是联系屈光器和感光器的唯一通路,视杆只能感受到其所属小眼面的入射光线,进入小眼面的光线首先被顶细胞视小杆所吸收,在顶

细胞视小杆内形成并列嵌象。

明、暗适应不仅影响了小眼间次级虹膜色素颗粒的纵向位移,同时对晶锥的开闭程度和远端网膜细胞核的移动也有影响。暗适应时,组成晶锥的 4 等份间开裂程度较大,同时远端网膜细胞核向远端移动,与晶锥相接或接近;明适应时,晶锥开裂程度较小或不开裂,此时的远端网膜细胞核则向近端移动,透明带呈现。随着外界光环境的变化晶锥通过不同程度的开闭来调节入光孔径的大小,从而调节入光量,使感受器接受到最为适宜的光刺激。晶锥的此种调控入光机制迄今尚未见报道。同时,初步分析该远端小网膜细胞核的移动可能也与控制光通量有关,但 Menz (1987) 认为其可能与复眼的敏感性有关,其确切的作用尚待进一步验证。此外,明、暗适应对基膜色素颗粒在视杆间的扩散距离亦有影响。明适应时视杆间基膜色素颗粒的分布要比暗适应时远。基膜色素颗粒的功能可能是重新吸收未被上级色素完全吸收的光,随着光强的增加,基膜色素颗粒扩散得越远,吸收能力越强,从而确保小眼获得的光信号沿视杆轴突准确传递。

从性别对复眼基本结构等的影响结果看,雌雄个体间未见明显差异,说明其性别分化不明显。

值得注意的是,大草蛉复眼的显微结构及其在明、暗适应下的结构变化尚有其他一些特点,讨论如下:

(1) 从形态、质地和结构三方面增强了屈光器的集光性能。即除角膜和晶锥顶端均呈曲面外,其晶锥外层染色明显较内层深,暗示晶锥内外层的质地并不均一,由此决定了其对入射光的折射亦不均匀,从而增强了其弯曲光线的凸透镜集光功能。

(2) 视杆中段的横切面积最大。Meyer-Rochow (1977) 报道,夜间活动昆虫为了增加小眼的敏感性、提高视觉感受器接受光的能力,依靠增加视杆的横切面来增加光的吸收;上海生理研究所图像识别组 (1976) 认为,在暗适应时粘虫蛾复眼的每个小眼可从邻近屈光器接受入射光,在视杆中段水平形成重叠象。对大草蛉而言,其视杆中段横切面积最大可能同样是增强对光的吸收以利其视物成像。

总之,大草蛉既能在白天较强的强光环境下活动又能在晚上较弱的弱光环境下活动,是与它具有如此微妙而又复杂的调节进光量、感受光刺激的屈光和感光系统有密切关系,本实验仅从其复眼在光暗环境下的显微结构变化上予以研究,更深入的工作有待于从其超微结构、行为学和电生理学等方面

开展。

参 考 文 献 (References)

Horridge GA , Giddings C , Stange G , 1972. The superposition eye of skipper butterflies. *Proceedings of the Royal Society of London , Series B , Biological Sciences* , 182 : 457 – 495 .

Ge F , Ding YQ , 1996. The population energy dynamics of predacious natural enemies and their pest control activity in different cotton agroecosystems. *Acta Entomologica Sinica* , 39(3) : 266 – 273 . [戈峰 , 丁岩钦 , 1996. 不同类型棉田捕食性天敌的种群能量动态及其对害虫的控制作用. 昆虫学报 , 39(3) : 266 – 273]

George CS , Harold K , 1976. The ultrastructural organization of the visual system of the wax moth , *Galleria mellonella* : The retina. *Cell and Tissue Research* , 174(4) : 519 – 531 .

Guo BQ , 1988. Fine structure of regional variation of the compound eye of *Heliothis armigera*(Hübner). *Acta Entomologica Sinica* , 31(2) : 165 – 170 . [郭炳群 , 1988. 棉铃虫蛾复眼的微细结构及其区域性差异. 昆虫学报 , 31(2) : 165 – 170]

Guo BQ , Li SW , 1997. A study on the rhythmic changes of phototactic behaviour and compound eye structure of adult corn borer. *Acta Entomologica Sinica* , 40(1) : 58 – 61 . [郭炳群 , 李世文 , 1997. 亚洲玉米螟蛾趋光行为及复眼结构节律性研究. 昆虫学报 , 40(1) : 58 – 61]

Image Recognizing Group , Shanghai Physiological Institute , 1976. Fine structure of photoreceptor of compound eye in nocturnal moth. *Progress in Biochemistry and Biophysics* , 3 : 27 – 30 . [上海生理研究所图像识别研究组 , 1976. 夜行昆虫复眼光感受器的显微和亚显微结构的研究. 生物化学和生物物理进展 , 3 : 27 – 30]

Kral K , Stelzl M , 1998. Daily visual sensitivity pattern in the green lacewing *Chrysoperla carnea* (Neuroptera : Chrysopidae). *Eur. J. Entomol.* , 95 : 327 – 333 .

Menzi U , 1987. Visual adaptation in nocturnal and diurnal ants. *Journal of Comparative Physiology A* , 160(1) : 11 – 21 .

Meyer-Rochow VB , 1977. Structure and possible function of the unusual compound eye of *Sericesihs geminata* (Coleoptera : Scarabaeidae). *New Zealand Journal of Zoology* , 4 : 21 – 34 .

Wu WG , Horridge GA , 1988. Rhythmic changes in structure and function of the compound eye in the migratory locust. *Acta Entomologica Sinica* , 31(4) : 341 – 345 . [吴卫国 , Horridge GA , 1988. 飞蝗复眼生理和结构上的节律变化. 昆虫学报 , 31(4) : 341 – 345]

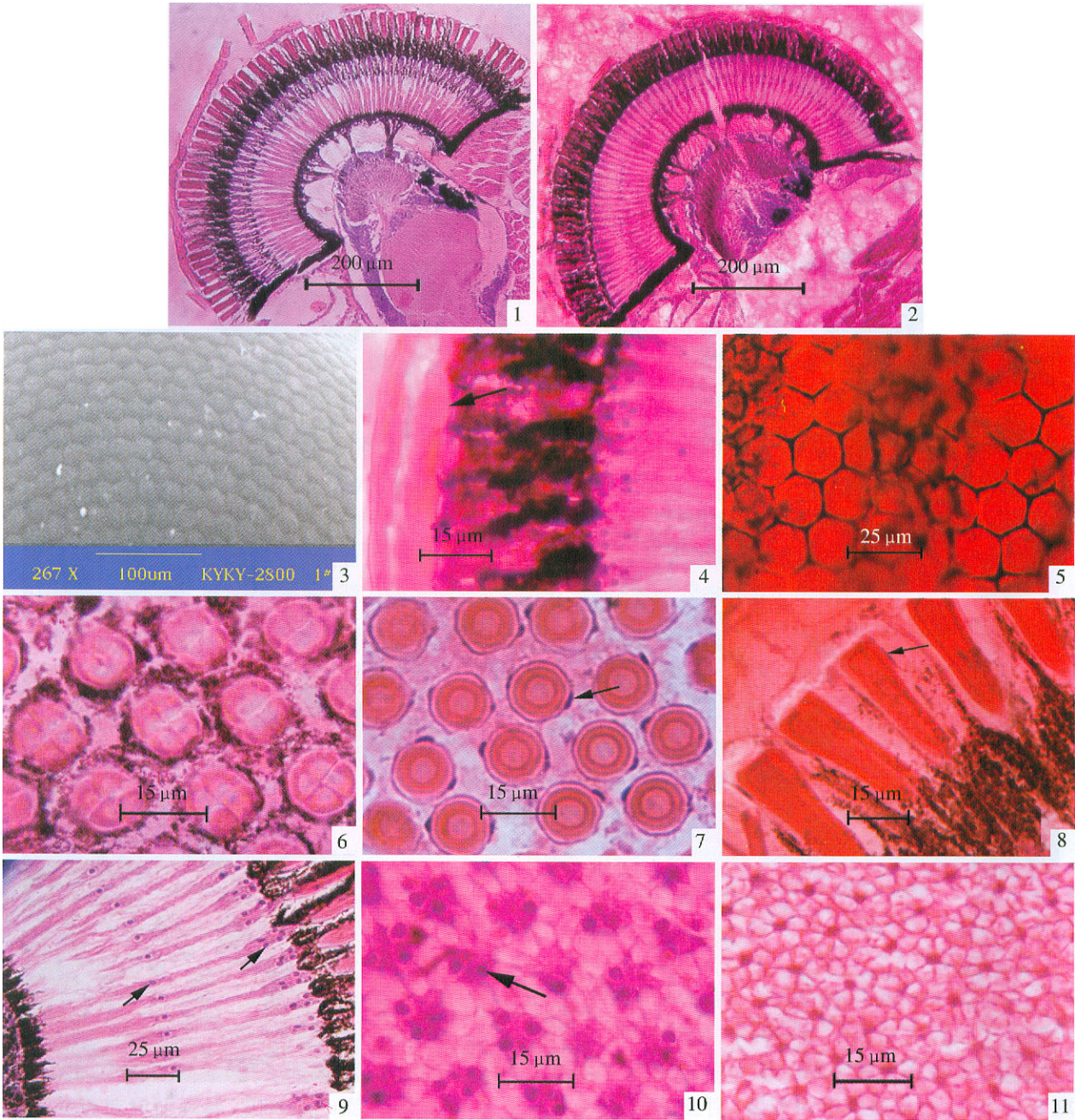
Qiu XD , Vanhoutte KAJ , Stavenga DG , Arikawa K , 2002. Ommatidial heterogeneity in the compound eye of the male small white butterfly , *Pieris rapae crucivora* . *Cell and Tissue Research* , 307(2) : 371 – 379 .

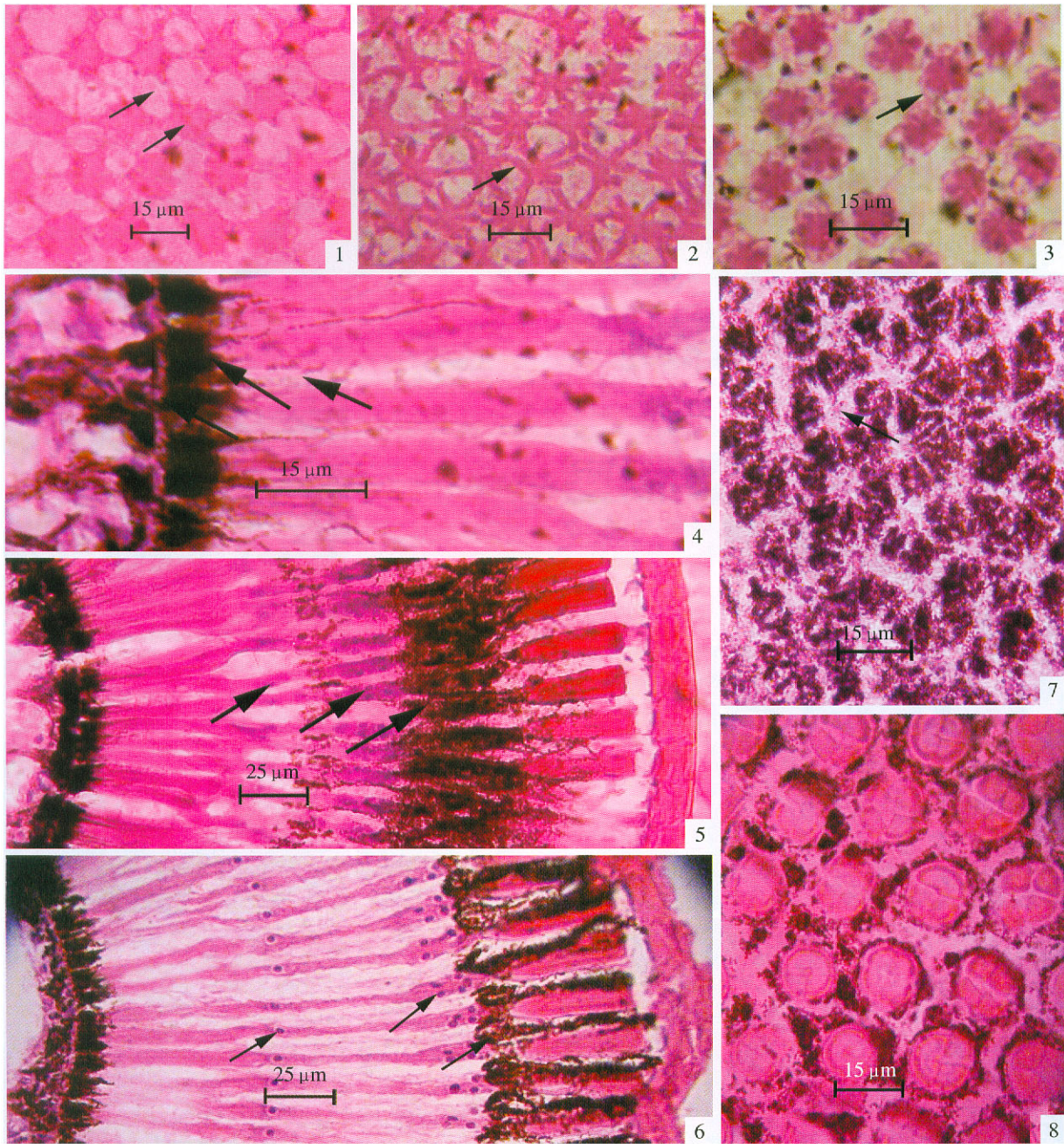
Xu HF , Mu SM , Xu YY , Mu JY , Dong CX , 2000. On the community structure of major insect pests and natural enemies in summer corn field inlaid in cotton area. *Acta Phytophylacica Sinica* , 27(3) : 199 – 204 . [徐洪富 , 牟少敏 , 许永玉 , 牟吉元 , 董慈祥 , 2000. 棉区夏玉米害虫及天敌群落结构. 植物保护学报 , 27(3) : 199 – 204]

Yang IF , Lin JT , Wu CY , 1998a. Fine structure of the compound eye of *Mallada basalis* (Neuroptera : Chrysopidae). *Entomological Society of America* , 91(1) : 113 – 121 .

Yang IF , Lin JT , Wu CY , 1998b. Spectral sensitivity of the compound eye in the green lacewing , *Mallada basalis* (Neuroptera : Chrysopidae). *Chinese J. Entomol.* , 18 : 117 – 126 .

(责任编辑 : 袁德成)





1 : 视杆上段横切 箭头分别示视杆和小网膜细胞 Cross section of the distal end of rhabdom ; 2 : 视杆中段横切 箭头示视小杆 Cross section of the middle of rhabdom ; 3 : 视杆下段横切 箭头示网纹状微气管 Cross section of the proximal end of rhabdom ; 4 : 基膜纵切 箭头分别示基膜、基膜色素颗粒和微气管 Longitudinal section of the basement membrane ; 5 : 明适应条件局部复眼的纵切 箭头示小网膜细胞核和次级虹膜色素颗粒 Longitudinal section of the compound eye under light adaptation ; 6 : 暗适应条件局部复眼的纵切 箭头示小网膜细胞核和次级虹膜色素颗粒 Longitudinal section of the compound eye under dark adaptation ; 7 : 明适应条件次级虹膜色素颗粒分布横切 箭头示小网膜细胞柱 Cross section of the sub iris cell under light adaptation ; 8 : 暗适应条件次级虹膜色素颗粒分布横切 Cross section of the sub iris cell under dark adaptation .